

# SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES ET DES RECHERCHES NOUVELLES SUR *ARISTIDA* *RHINIOCHLOA* GRAMINÉE AFRICAINE AMPHITROPICALE\*

PIERRE BOURREIL & HUBERT GILLET

## RÉSUMÉ

Il est donné dans cet article un aperçu de la phytochorologie (environnement végétal et optimum bioclimatique) d'*Aristida rhiniochloa*. Une esquisse de la biogéographie de cette espèce d'ascendance tropicale certaine a également été proposée. Ce taxon subdivisé à l'appui d'une expérience de culture en une variété typique et deux écovariétés a été l'objet de recherches expérimentales axées sur l'évolution et qui ont été interprétées.

## ZUSAMMENFASSUNG

Dieser Artikel gibt einen Überblick über die Phytochorologie der *Aristida rhiniochloa* (vegetale Umgebung, ökologisches Optimum). Auch die Geographie dieser Art, deren Herkunft zweifellos tropisch ist, wird skizziert. Außerdem wird, gestützt auf ein Kultorexperiment, eine Unterteilung dieses Taxons in eine typische Varietät und zwei ökologische Varietäten vorgeschlagen. Schließlich werden noch die Ergebnisse experimenteller Untersuchungen zu einer Evolution vorgeführt.

## SUMMARY

This paper gives a survey on the phytochorology of *Aristida rhiniochloa* (vegetal environment, ecological optimum). The geography of this species, the origin of which doubtless is tropical, is sketched. Further on the basis of a cultivation experiment a differentiation of this taxon into a typical variety and two ecological varieties is being suggested. Finally, the results of experimental investigations towards an Evolution are presented.

\* Les principaux résultats scientifiques de cet article ont été obtenus à partir des missions et recherches suivantes : mission 1964 de H. GILLET en Ennedi (Nord-Tschad). — Mission des IX—X 1967 de P. QUÉZEL & BOURREIL, Y. REYRE & H. SARRE au Darfour et au jebel Gourgeil (Soudan) dans le cadre de leurs activités au sein de la R.C.P. 45 (C.N.R.S.). — Travaux expérimentaux effectués par P.B. au jardin botanique de la Faculté des Sciences de St Jérôme. — Publications mentionnées dans BOURREIL (1969e, 1970); KEAY & AL. (1959); QUÉZEL (1969) et RATRAY (1960).

Depuis la découverte, en 1964, d'une station d'*Aristida rhinocloa* HOCHSTETTER sur un plateau septentrional de l'Ennedi (BOURREIL & GILLET [1965]), nous avons publié un certain nombre de Travaux sur cette graminée africaine. Outre la présentation de certaines données nouvelles, le présent article a pour objet de regrouper synthétiquement les acquisitions antérieures. Son intérêt nous paraît d'autant accru que dans les tapis graminéens d'Afrique, RATTRAY (1960) ne fait pas la moindre allusion à cette espèce pourtant répandue dans les régions nord-sud tropicales.

## I. PHYTOCHOROLOGIE

### A. GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ET AIRE DE REPARTITION DE L'ESPÈCE. RÉGIME BIOCLIMATIQUE

#### 1. Etude d'ensemble

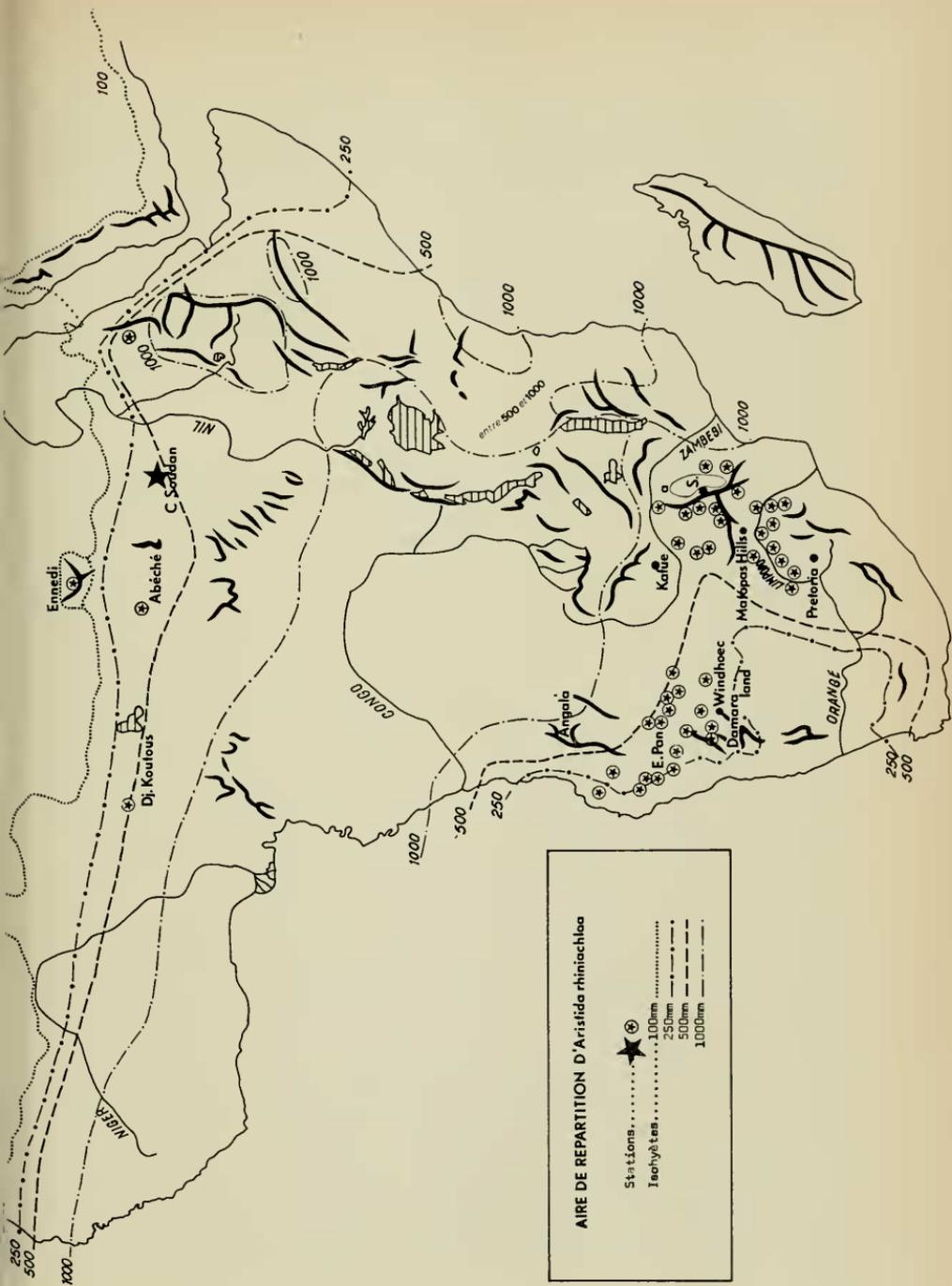
Comparant la carte de l'aire de répartition d'*Aristida rhinocloa* (voir le document ci-joint) à celle des grandes formations végétales du Monde (OZENDA 1964), il est possible de localiser cette espèce principalement dans les formations tropicales tropophiles africaines et secondairement dans les steppes subtropicales du Sud-Ouest africain. Ces régions sont typiquement inféodées à des climats de mousson, à saisons contrastées, la sèche, pour le moins hivernale, l'humide à des précipitations marquées et toujours estivales.

Le tracé sur notre carte des principaux isohyètes permet en première approximation de localiser les stations de l'espèce dans des aires soumises à des précipitations annuelles situées entre les limites 200 et 1000 mm.

Consultant le croquis de MONOD (1957) sur les divisions phytochorologiques de l'Afrique, on voit que les aires disjointes de cette graminée se superposent principalement à celle de la région Soudano-Angolane<sup>1</sup> où elles s'intègrent plus précisément dans diverses formations végétales : les formations de type sahélien (sous-groupe nord) : domaine atlantico-nilotique<sup>2</sup> avec les stations de l'Ennedi<sup>3</sup>, du djebel Koutous<sup>4</sup> (FABRÈGUES & LEBRUN 1967), d'Abéché<sup>5</sup>, du Soudan<sup>6</sup> et d'Abyssinie<sup>7</sup> ; sous-groupe sud<sup>8</sup> : domaine du Kalahari<sup>9</sup>, des Low veld<sup>10</sup> et du Bushveld<sup>11</sup> englobant les stations de l'Angola, celles à l'Est et au Sud du Lac salé Etocha Pan et celles du Sud-Est de l'Afrique du Sud.

Dans la région guineo-congolaise (congo-indienne EIG, guinéenne LEBRUN), quelques stations septentrionales de la Rhodésie du Sud ont été signalées dans le domaine forestier oriental dissocié et résiduel<sup>12</sup>.

Restent enfin à mentionner à l'Ouest de l'Etocha Pan quelques stations localisées dans les monts du Kaokoveld, appartenant à la région du Karroo-Namib<sup>13</sup> (Domaine du Namaqualand).



## 2. Etude de détail

### a. Région soudano-zambésienne

La Phytochorologie de la région Soudano-Zambésienne révèle des formations végétales caractéristiques disposées en bandes subzonées, directement en rapport avec les régimes pluviométriques.

#### Aire tropical Nord

Dans l'aire tropicale nord du domaine Sahelo-Soudanien LEBRUN s'échelonnent du nord au sud, trois bandes se différenciant essentiellement par la nature, la taille, l'abondance des phanérophytes et des herbacées. Ce sont la steppe sub-désertique, la steppe boisée, la savane arborée. Nous limitant aux portions qui intéressent la graminée précitée, ces différentes formations sont caractérisées du point de vue physionomique par des groupements végétaux que nous envisagerons successivement.

*Précipitations inférieures à 300 mm.* A des précipitations comprises environ entre 200 et 300 mm, correspondent la Steppe subdésertique et la Steppe arborée dont les éléments physionomiques majeurs sont constitués par les phanérophytes *Acacia seyal*, *Ac. tortilis* subsp. *raddiana*, les nanophanérophytes *Combretum glutinosum*, *Commiphora*, *Leptadenia*, *Salvadora* auxquels s'ajoutent diverses graminées.

A la pointe septentrionale de l'aire d'*Aristida rhiniochloa*, enclavé dans une boutonnière de l'isohyète des 100 mm, l'Ennedi reçoit périodiquement en raison de son altitude des précipitations annuelles supérieures à ce chiffre. A l'emplacement des stations de cette espèce végète une formation steppique très diffuse dont les principaux représentants graminéens entrent dans le groupement à *Chrysopogon aucheri* ssp. *quinqueplumis* qui peuple les hauts plateaux de l'Ennedi et correspond aux espèces *Aristida adscensionis*, *Ar. funiculata*, *Stipagrostis hirtigluma*, *Chrysopogon aucheri*, *Elionurus elegans*, *Enneapogon brachystachius*, *Schizachyrium exile*, *Tetrapogon cenchriformis*.

Une prospection méthodique du Darfour (Soudan) a permis à QUEZEL de décrire deux groupements végétaux où nous avons observé une fréquence importante d'*Aristida rhiniochloa*. Il s'agit d'une part du groupement de pelouses à *Aristida* individualisé sur des sédiments assez grossiers (mobiles et épais) appartenant à des zones inférieures de flancs de reliefs dont l'inclinaison peut atteindre 20 à 30% et où les arènes ont été éliminées partiellement par l'érosion. Ce groupement apparaît indifféremment sur le socle granitique, les grès ou les coulées volcaniques. Il comprend une strate arbustive pauvre à *Acacia mellifera* et *Commiphora africana*, une strate herbacée où l'on dénombre par ordre d'importance décroissante les graminées suivantes : *Aristida funiculata*, *Ar. rhiniochloa*, *Ar. adscensionis*, *Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa*, *Tetrapogon spathaceus*, *Schizachyrium exile*.

Le groupement à *Acacia mellifera*, *Oropetium thomaeum* et *Chaetostichium majusculum* végète dans la partie septentrionale du Darfour aussi bien sur les arènes que sur les rocailles. Il est caractérisé par une strate arbustive

très clairsemée à *Acacia mellifera*, *Ac. tortilis*, *Ac. ehrenbergiana*, *Ac. nubica*, *Commiphora africana*, *Cadaba glandulosa*, *C. farinosa*, *Capparis decidua*, *Maerua crassifolia*, *Boscia senegalensis*. La strate herbacée comprend les graminées suivantes : *Aristida funiculata*, *Oropetium thomacum*, *Sporobolus pellucidus*, *Chaetostichium majusculum*, *Aristida rhiniochloa*, *Enneapogon brachystachyus*, *Aristida adscensionis*, *Stipagrostis hirtigluma*, *St. uniplumis* ssp. *papposa*, *Eragrostis pilosa*, *Schizachyrium exile*.

Précipitations supérieures à 300 mm. Sur une aire recevant des précipitations de l'ordre de 300 à 500 ou 700 mm, englobant pour une part les stations nord tropicales de l'espèce (Djebel Koutous, Abéché, Soudan) végète la steppe boisée à phanérophytes luxuriants et plus vigoureux appartenant à différents types d'épineux des genres *Acacia* et *Commiphora* et à quelques rares *Combretum* et *Terminalia*.

Sur le massif du Djebel Koutous (Niger), l'espèce est très probablement présente dans le groupement des sols squelettique étudié par PEYRE DE FARREGUES (1965) où dominent les phanérophytes *Combretum micranthum*, *Grewia tenax*, *Gr. bicolor*, *Cadaba farinosa*, *Commiphora africana*, *Euphorbia balsamifera* environnés d'autres essences plus éparses telles que *Boscia senegalensis*, *Acacia laeta*, *Acacia ataxacantha*, *Cordia rothii*, *Guiera senegalensis*, *Dichrostachys cinerea*. La strate graminéenne est ici constituée par *Entropogon macrostachyus*, *Tripogon minimus*, *Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa*, *Cymbopogon proximus*, *Tetrapogon cenchriformis*, *Aristida adscensionis*.

C'est encore au Darfour qu'ont été reconnus six groupements végétaux englobant les principales stations de l'espèce.

En tout premier lieu, il faut citer le groupement des pelouses à *Aristida* déjà mentionné et qui végète ici sous un régime de précipitations annuelles moyennes de l'ordre de 300 à 500 mm selon la station. En particulier, dans la zone de piémont du Gorgeil, entre les différents individus de l'essence *Commiphora africana*, *Aristida rhiniochloa* cohabite en peuplement presque pur avec *Aristida adscensionis* nettement moins abondant.

Les pelouses dérivées à *Terminalia brownii*, *Albizzia sericocephala*, *Aristida rhiniochloa* et *Diectomis fastigiata* se développent dans les zones de piémont du Djebel Gorgeil sur un substrat de coulées basaltiques fissurées et colmatées par des argiles sous un régime de précipitations moyennes annuelles voisines de 400 mm. On y reconnaît la strate arborescente suivante : *Euphorbia candelabrum*, *Albizzia sericocephala*, *Terminalia brownii*, *Commiphora africana*, *Acacia mellifera*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Ziziphus mauritiana*. La strate herbacée est constituée, essentiellement pour les graminées, des espèces suivantes : *Aristida rhiniochloa*, *Ar. adscensionis*, *Ar. funiculata*, *Cenchrus ciliaris*, *Rhynchelytrum villosum*, *Cymbopogon commutatum*, *Rhynchelytrum repens*, *Andropogon gayanus*, *Diectomis fastigiata*, *Tetrapogon spathaceus*, *Dactyloctenium aegyptiacum*, *Sehima ischaemoides*.

Le groupement à *Euphorbia nubica*, *Euph. candelabrum* et *Cymbopo-*

*gon commutatus* de l'étage montagnard inférieur du Gourgeil (Pr. moy. ann. 450 à 500 mm ; altitude variant de 1500 à 1700 m) prospère sur un sol uniformément constitué de coulées basaltiques fissurées et colmatées par des argiles. Ici, la strate arborescente comprend *Euphorbia candelabrum*, *Acacia mellifera*, *Balanites aegyptiaca*, *Zizyphus mauritiana*, *Terminalia brownii*, *Acacia nilotica*, *Dichrostachys glomerata*, *Commiphora africana*, *Faidherbia albida*, *Albizzia sericocephala*. La strate herbacée englobe les espèces suivantes : *Cymbopogon commutatus*, *Botriochloa pertusa*, *Rhynchelytrum villosum*, *Aristida rhiniochloa*, *Ar. adscensionis*, *Tripogon multiflorus*, *Hyparrhenia hirta*, *Sporobolus panicoides*, *Cenchrus ciliaris*, *Chrysopogon aucheri*.

Le groupement à *Acacia nubica*, *Oropetium thomaeum* et *Sporobolus festivus* (Pr. moy. ann. : 300 à 400 mm) prospère sur des arènes de surfaces d'érosion et de zones de colmatage. La strate arborescente y est constituée des phanérophytes suivants : *Acacia mellifera*, *Ac. ehrenbergiana*, *Ac. nubica*, *Commiphora africana*, *Acacia tortilis*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Maerua crassifolia*, *Cadaba farinosa*, *Cad. glandulosa*, *Capparis decidua*, *Albizzia sericocephala*. Le tapis graminéen comprend les espèces suivantes : *Sporobolus festivus*, *Tripogon minimus*, *Aristida adscensionis*, *Oropetium thomaeum*, *Sporobolus pellucidus*, *Sp. angustifolius*, *Aristida rhiniochloa*, *Ar. funiculata*, *Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa*, *Tripogon multiflorus*, *Chrysopogon aucheri*, *Tetrapogon spathaceus*, *Dactyloctenium aegyptiacum*, *Cymbopogon proximus*, *Schizachyrium exile*, *Eragrostis pilosa*, *Chaetostichium majusculum*, *Enneapogon brachystachyus*, *Aristida mutabilis*.

Le groupement à *Acacia mellifera*, *Commiphora africana* et *Cleome diandra* (Pr. moy. ann. comprises entre 300 et 400 mm) est localisé sur la partie inférieure des pentes du versant occidental des Wana Hills. Il jouxte les vastes surfaces arénacées ou sablonneuses qui ennoient la base du massif. Sa strate arborescente se reconnaît aux phanérophytes *Acacia mellifera*, *Commiphora africana*, *Boscia senegalensis*, *Dichrostachys glomerata*, *Acacia tortilis*, *Cadaba farinosa*, *Combretum aculeatum*, *Cadaba glandulosa*. Les graminées du tapis d'herbacées comprennent *Aristida adscensionis*, *Ar. funiculata*, *Ar. rhiniochloa*, *Sporobolus pellucidus*, *Brachiaria ramosa*, *Eragrostis pilosa*, *Antheophora hochstetteri*, *Cenchrus prieuri*, *Chrysopogon aucheri*, *Tripogon minimus*, *Brachiaria serrifolia*, *Enteropogon macrostachyus*, *Cenchrus ciliaris*.

Le groupement à *Commiphora africana*, *Euphorbia candelabrum* et *Blainvillea prieureana* des principaux thalwegs et des coulées basaltiques compactes des zones marginales de la zone de piémont du Gourgeil et des djebels voisins (Pr. moy. ann. : 400 à 450 mm) est une brousse épineuse à strate arborescente constituée des espèces suivantes : *Euphorbia candelabrum*, *Anogeissus leiocarpus*, *Sterculia pilifera*, *Albizzia sericocephala*, *Commiphora africana*, *Acacia mellifera*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*, *Zizyphus mauritiana*, *Cordia ovalis*, *Dichrostachys glomerata*, *Dalbergia melanoxylon*, *Acacia nilotica*, *Acacia seyal*, *Maerua crassifolia*, *Faidherbia albida*.

Le tapis graminéen comprend *Pennisetum pedicellatum*, *Setaria verticillata*, *Eragrostis aspera*, *Antheophora hochstetteri*, *Brachiaria serrifolia*, *Aristida adscensionis*, *Ar. funiculata*, *Dactyloctenium aegyptiacum*.

Citons enfin le groupement à *Acacia mellifera*, *Mundulea sericca*, *Dichrostachys glomerata* et celui à *Acacia mellifera*, *Commiphora africana*, *Pennisetum pedicellatum* au sein desquels la graminée *Aristida rhinichloa* est très sporadiquement représentée.

Généralement moins morcelée que la steppe boisée, la Savane arborée croît sous un régime de précipitation variant entre 600 ou 700 mm et 1000 mm. Enrichie en phanérophtes à larges feuilles des genres *Adansonia*, *Combretum*, *Sclerocarya*, *Terminalia* entrant en compétition avec différents types d'*Acacia*, elle ménage des « vides » le plus souvent comblés de hautes herbes, comme *Andropogon gayanus*, *Hypparhenia bagirmica*, etc. Dans sa portion septentrionale, cette formation empiète sur les zones sud du Niger et du Tchad là où la strate herbacée englobe des groupements graminéens identiques ou presque à ceux de la steppe boisée.

Dans le domaine Somalo-Ethiopien (MONOD) ou Oriental (WHITE), sur une aire à formation végétale caractéristique composée de forêts claires à *Boswellia papyrifera* et diverses Combrétacées, des taches de savane installées sur collines granitiques, à sol pierreux inégal et érodé, tranchent entre 1500 et 1800 m — parfois moins — par leur tapis graminéen où se cotoient diverses espèces comme *Andropogon* sp., *Aristida* sp. (probablement *Aristida rhinichloa*), *Bothriochloa insculpta*, *Digitaria scalarum*, *Heteropogon contortus*, *Sporobolus* sp. Ici, la pluviosité varie entre 510 et 1020 mm, assurant des précipitations moyennes annuelles d'environ 765 mm.

#### Aire tropical sud

Dans l'aire tropicale sud du domaine Zambésien (WHITE), sont repérables deux groupes de stations d'*Aristida rhinichloa*, l'un à l'est, l'autre à l'ouest.

*Stations de l'Afrique du Sud-Est.* Au groupe Est correspondent trois foyers principaux de localisation de l'espèce, le premier juxta-zambésien, le second dans les monts de la Rhodésie, le troisième au nord et au sud du fleuve Limpopo.

Tout près du fleuve Zambèse, aux forêts claires décidues caractérisés par le phanérophte *Colophospermum mopane*, s'associent des formations de Savane arborée où l'on repère certains genres ou espèces mi-arbustifs, mi-arborés tels que *Acacia*, *Adansonia digitata*, *Combretum*, *Commiphora*, *Kirkia acuminata*, *Terminalia*. A ce groupement arborescent se joint un cortège de graminées dont les plus significatives sont les thérophtes *Aristida rhinichloa*, *Aristida adscensionis*, *Eragrostis viscosa*, *Dactyloctenium giganteum*. Sur les parties recevant des précipitations de l'ordre de 630 à 780 mm s'installent quelques espèces vivaces comme *Andropogon gayanus* et *Hypparhenia* sp. A l'ouest, là où la pluviosité s'étale de 300 à 600 mm, *Dactyloctenium giganteum* se joint au cortège graminéen.

Dans les monts de la Rhodésie, entre le « myombo » — forêt claire à

*Brachystegia*, *Julbernardia* — et les terres herbeuses des vallées, des Savanes arborées parsemées de phanérophytes tels que *Acacia*, *Combretum apiculatum*, *Monotes*, *Terminalia sericea*, sont, pour une pluviosité moyenne de 500 à 760 mm, peuplées de graminées variées coexistant avec *Aristida rhiniochloa*. Ce sont : *Andropogon schirensis*, *Chloris* sp., *Cymbopogon plurinodis*, *Dichantium papillosum*, *Eragrostis jeffreysii*, *E. gummiflua*, *E. superba*, *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia filipendula*, *Hyperthelia dissoluta*, *Ischaemum afrum*, *Panicum maximum*, *Pogonarthria squarrosa*, *Setaria porphyrantha*, *Sporobolus marginatus*, *Themeda triandra*, *Urochloa* sp.

Au nord du fleuve Limpopo, et dans les stations juste au Sud, domine une Savane arborée composée essentiellement des Phanérophytes *Colophospermum mopane*, *Acacia nigrescens*, *Combretum*, *Sclerocarya caffra* et *Terminalia*. On y rencontre communément les espèces graminéennes *Eragrostis rigidior*, *Enneapogon cenchroïdes*, *En. scoparius*, *Panicum*, *Pappophoroïdes bulbosa*.

Dans le district de la rivière Chiredzi, (Pr. moy. variant de 380 à 640 mm ; altitude 450—1000 m), le tapis graminéen est constitué d'*Eragrostis rigidior*, *Brachiaria nigropedata*, *Digitaria pentzii* var. *rhodesiae*, *Cenchrus ciliaris*, *Pappophoroïdes bulbosa*, *Panicum maximum*, *Urochloa pullulans*, *Heteropogon contortus*.

Au nord du Limpopo, dans les portions steppiques recevant des précipitations annuelles de 300 à 400 mm, végètent *Cenchrus ciliaris*, *Chloris roxburghiana*, *Enneapogon scoparius*, *Heteropogon contortus*, *Tetrapogon* sp., *Urochloa pullulans*.

Non loin de Pretoria, vers Rustenburg, vers les monts du Waterberg et plus au Nord-Est, une Savane arborée claire dominée par les Phanérophytes *Acacia sieberiana*, *Ac. caffra*, *Ac. rehmanniana*, *Burkea africana*, *Combretum apiculatum*, *Faurea* sp., *Pterocarpus* sp., *Sclerocarya caffra*, *Terminalia* sp., *Trichlia* sp., ménage des vides occupés par une strate herbacée à graminées des types *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia hirta*, *Themeda triandra*, *Trachypogon spicatus*. Sous une pluviosité annuelle de 350 à 1000 mm, croissent les espèces *Andropogon schirensis*, *Cymbopogon plurinodis*, *Hyperthelia dissoluta*, *Schizachyrium semiberbe*. Par contre, pour un régime de précipitations annuelles à intervalle de 380 à 635 mm, s'installent *Dichantium nodosum*, *Eragrostis rigidior*, *Ischaemum afrum*, *Panicum maximum*, *Setaria galpinii*, *Setaria woodii*.

*Stations de l'Afrique du Sud-Ouest.* Au groupe Ouest, correspondent deux foyers principaux de stations d'*Aristida rhiniochloa*, rayonnant autour d'Etocha-Pan (lac salé).

Nettement au Sud-Est du lac salé, végète une steppe herbeuse sur sables du Kalahari avec comme arbustes caractéristiques *Acacia haematoxylon*, *Bauhinia macrantha*, *Commiphora* sp., *Grewia flava*, *G. retinervis*, *Lonchocarpus nelsii*, *Terminalia sericea*. Sous une pluviosité annuelle de 250 à 400 mm, diverses graminées entrent dans la constitution du tapis sous-jacent. Ce sont : *Anthephora pubescens*, *Stipagrostis amabilis*, *St. meridionalis*, *St. uniplumis*,

*Eragrostis lehmanniana*, *Digitaria* sp., *Pappophoroïdes bulbosa*. Plus à l'ouest, la Steppe passe progressivement à une Savane très claire, caractérisée par un tapis graminéen à *Anthephora pubescens*, *Brachiaria nigropedata*, *Cenchrus ciliaris*, *Eragrostis rigidior*, *E. trichophora*, *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia* sp., *Themeda triandra* ; *Trachypogon spicatus*. Ici, la pluviosité varie de 330 à 400 mm.

A peu près à la hauteur et à l'Est d'Etocha-Pan, jouxtant les steppes herbeuse et subdésertique, prend place une formation végétale des types savane arborée ou steppe boisée, caractérisées par la prédominance du phanérophyste *Colophospermum mopane* coexistant avec des essences telles que *Adansonia digitata*, *Kirkia acuminata* et divers *Acacia*, *Combretum* et *Terminalia*. Les précipitations de l'ordre 600 à 710 mm permettent l'installation d'un tapis graminéen à *Aristida*, *Eragrostis*, *Panicum* et *Urochloa*.

En Angola dans les formations de Savane et de Steppe à *Colophospermum mopane* existent aussi des stations à *Aristida rhiniochloa*.

Au nord de Sa da Bandeira, dans une zone où les précipitations moyennes annuelles varient de 200 à 250 mm, divers *Aristides* coexistent avec cette espèce : ce sont certainement *Aristida adscensionis* ssp. *guineensis* et probablement *Stipagrostis uniplumis*. Légèrement plus à l'Est, entre 300 et 800 m d'altitude, sous des précipitations irrégulières de l'ordre de 600 mm, une végétation clairsemée du type « scrub » abrite des graminées comme *Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa*, *St. prodigiosa*, *Pappophoroïdes bulbosa*, *Anthephora pubescens*, *Eragrostis* ssp., *Chloris roxburghiana* et très probablement *Aristida rhiniochloa*.

Au sud de Sa da Bandeira, fréquemment entre 800 et 1000 m d'altitude (Pr. moy. ann. 600 à 710 mm), les formations de Savane et de Steppe à *Colophospermum mopane* sont accompagnées d'un tapis d'herbacés à *Eragrostis* sp., *Urochloa* sp., *Panicum* sp. et divers *Aristida* dont *Ar. rhiniochloa*.

## b. Région du Karroo-Namib

Parallèle au littoral et à l'ouest du lac salé, un foyer de stations d'*Aristida rhiniochloa* se différencie des deux précédents par son rattachement à la région du Karroo-Namib. Là, dans le secteur du Kaokoveld, s'individualise une steppe désertique à subdésertique, qui caractérise en partie le Domaine du Nord-Namaqualand.

Au tapis graminéen, composé — pour les types les plus marquants — d'*Anthephora ramosa*, *Stipagrostis ciliata*, *St. hochstetteriana*, *St. uniplumis*, *Cymbopogon plurinodis*, *Entoplocamia aristulata*, *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia hirta*, *Panicum lanipes*, *Stipa namaquensis*, *Themeda*, s'associent divers nanophanérophytes comme *Albizzia anthelmintica*, *Acacia nebrownii*, *Ac. mellifera*, *Anisostigma schenkii*, *Calicorema capitata*, *Cataphractes alexandri*, *Euclea pseudobenus*, *Maerua angolensis*, *Otoptera burbellii*, *Rhigozum trichotomum*. Cette steppe s'installe sur les hauteurs entre 900 et 1200 m dans des zones où la pluviosité s'échelonne d'Ouest en Est de 50 à 250 mm.

### 3. Conclusion

L'étude des groupements végétaux englobant l'espèce *Aristida rhiniochloa* appelle quelques remarques générales dont certaines auront des répercussions sur sa biogéographie.

#### a. Rapports avec les phanérophytes

Dans l'hémisphère nord, cette espèce coexiste le plus souvent avec les phanérophytes *Commiphora africana* (99 % des cas), *Acacia mellifera* (77 %), *Boscia senegalensis* (66 %), *Albizzia sericocephala* (44 %), *Cadaba farinosa* (44 %), *Balanites aegyptiaca* (44 %). Dans l'hémisphère sud, elle s'associe le plus souvent à divers *Terminalia* et à *Colophospermum mopane*.

#### b. Rapports avec les graminées

Dans l'hémisphère nord, le cortège graminéen situé à proximité d'*Aristida rhiniochloa* ou dans les groupements qui l'englobent, comprend essentiellement *Aristida adscensionis* (100 % des cas), *Ar. funiculata* (78 %), *Chrysopogon aucheri* (44 %), *Schizachyrium exile* (44 %), *Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa* (44 %).

Dans l'hémisphère sud, *Aristida rhiniochloa* s'associe fréquemment à *Heteropogon contortus*, *Themeda triandra*, *Panicum maximum*, *Eragrostis rigidior*. Si la coexistence avec *Aristida adscensionis* ssp. *guineensis* n'a pu être faite que dans 21 % des cas, nous pensons, en fait, que cette cote sera nettement dépassée quand seront fournies plus de précisions sur les tapis graminéens d'Afrique australe.

#### c. Caractéristiques syncrétiques des affinités écologiques de l'espèce

Par superposition des pointages des stations d'*Aristida rhiniochloa*, aux tapis graminéens d'Afrique (RATTRAY 1960), on peut situer essentiellement cette espèce dans les types de formations graminéennes à *Aristida*, à *Chrysopogon aucheri*, à *Eragrostis*, à *Heteropogon contortus*, à *Themeda triandra*, à *Cenchrus ciliaris*. Il s'ensuit que cette espèce synthétise les caractéristiques écologiques connues des sippes précitées. Ainsi, elle se développe préférentiellement dans les zones tropicales chaudes (caractéristique de *Cenchrus ciliaris* et d'*Heteropogon contortus*), au sein de groupements végétaux de pelouses ou de Savanes des hauts-plateaux et des montagnes d'altitude inférieure à 1700 m (c'est en partie le cas de *Themeda triandra*), sous un régime optimal de précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 500 à 510 mm en première approximation (zone de contact commune à l'intervalle des précipitations moyennes annuelles des espèces précédentes). Environnée d'une telle texture écologique, elle peut se comporter comme une pionnière de conquête et comme une occupante de sols vierges ou pâturés ou recouverts de groupements arbustifs dégradés, à vides importants (caractéristique de nombreux *Aristides* et, secondairement, de certains *Eragrostis*). Cette espèce peut enfin,

assez rarement d'ailleurs, végéter sous un régime de précipitations du type subdésertique atténué (caractéristique de *Chrysopogon aucheri*), et elle ne nous paraît pas pouvoir s'installer dans des groupements végétaux recevant des précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 1000 mm.

## B. RECHERCHE CRITIQUE DE L'OPTIMUM ÉCOLOGIQUE PAR LA PHYTOSOCIOLOGIE APPLIQUÉE

### 1. Hémisphère nord

Par suite de la découverte d'un nombre relativement conséquent de stations d'*Aristida rhiniochloa* au Darfour, nous pouvons préciser l'optimum écologique relatif de cette espèce dans l'hémisphère nord.

Dans les lignes qui vont suivre, nous attribuerons aux groupements végétaux décrits par QUEZEL les sigles suivants :

- (A) groupement des pelouses à Aristides.
- (B) pelouses dérivées à *Terminalia brownii*, *Albizzia sericocephala*, *Aristida rhiniochloa* et *Diectomis fastigiata*.
- (C) groupement à *Acacia mellifera*, *Oropetium thomaeum* et *Chaetostichium majusculum*.
- (D) groupement de l'étage montagnard inférieur du Gourgeil, à *Euphorbia nubica*, *Euph. candelabrum* et *Cymbopogon commutatus*.
- (E) groupement à *Acacia nubica*, *Oropetium thomaeum* et *Sporobolus festivus*.
- (G) groupement à *Commiphora africana*, *Euphorbia candelabrum* et *Blainvillea priureana*.
- (H) groupement à *Acacia mellifera*, *Commiphora africana*, *Pennisetum pedicellatum*.
- (I) groupement à *Acacia mellifera*, *Mundulea sericea*, *Dichrostachys glomerata*.

Dans le tableau 1, ces sigles sont ordonnés par type de sol en fonction des valeurs décroissantes des coefficients phytosociologiques qui leur correspondent.

#### a. Optimum édaphique

L'espèce *Aristida rhiniochloa* a été classée par QUEZEL dans le groupe des arénicoles préférentielles. Selon cet auteur, elle est présente sur les arènes fixées (plus ou moins grossières) et sur les rocailles. L'importance de la cote des coefficients phytosociologiques — en particulier, celle du rapport de combativité — confirme ce point de vue (tabl. 1). Pour des précipitations moyennes annuelles assez voisines, l'optimum édaphique est réalisé sur ces terrains.

HIERARCHISATION DES VALEURS DES DIFFERENTS COEFFICIENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES  
D'ARISTIDA RHINIOCHLOA AU SEIN DES GROUPEMENTS VEGETAUX DU DARFUR

Tableau 1

Morphologie des sols	CARACTERISTIQUES PHYTOSOCIOLOGIQUES DE L'ESPECE DANS LES GROUPEMENTS	
Sols arénacés (I)	(A) Pr. 200 à 500 mm. Alt. 1000 à 1500 m. Substrat : sédiments assez grossiers (mobiles et épais) sur les flancs de reliefs où les arènes sont éliminées partiellement par l'érosion. Coef. Phyt. $\frac{100\%}{v^3} 2,3, 3352$ (Soc. 1 à 5. $\bar{X}=3,2$ ) R.C. = 16242	(E) Pr. 300 à 400 mm. Alt. 900 à 1200 m. Substrat : arènes de surfaces d'érosion et de zones de colmatage. Coef. Phyt. $\frac{50\%}{III} 1-1, 143$ (Soc. 1 à 3. $\bar{X}=2$ ) R.C. = 885.
	(B) Pr. # 400 mm. Alt. 1250 à 1350 m. Substrat de la zone de piémont du Gourgeil Coef. Phyt. $\frac{100\%}{v^2} 2-2, 1250$ (Soc. 2 à 3. $\bar{X}=2,2$ ) R.C. = 4286	(D) Pr. 450 à 500 mm. Alt. 1500 à 1700 m. Substrat de l'étage montagnard inférieur du Gourgeil Coef. Phyt. $\frac{100\%}{v^2} 2-2, 702$ (Soc. 1 à 3. $\bar{X}=2,2$ ) R.C. = 1739
Sols rocailleux (III)	(C) Pr. 150 à 300 mm. Alt. 850 à 950 m. Substrat des relevés surtout rocailleux, rarement arénacés. Coef. Phyt. $\frac{77\%}{IV} 2-2, 850$ (Soc. 1 à 3. $\bar{X}=2,1$ ) R.C. = 2926	(F) Pr. 300 à 400 mm. Alt. 850 à 900 m. Substrat de parties inférieures de pentes. Coef. Phyt. $\frac{60\%}{IV} 1-1, 100$ (Soc. 1 à 2. $\bar{X}=1,7$ ) R.C. = 122,4
	(G) Pr. 400 à 450 mm. Alt. 1300 à 1400 m. Substrat des thalwegs entaillant la zone de piémont et des coulées basaltiques compactes des zones marginales du Gourgeil. Coef. Phyt. $\frac{50\%}{III} 1-1, 45$ (Soc. 1 à 2. $\bar{X}=1,3$ ) R.C. = 34,4	
Sols à coulées basaltiques compactes. (IV)		

N.B. - La signification des coefficients phytosociologiques est indiquée dans les publications correspondant aux références bibliographiques (5) et (11a).

Abréviations : Pr. = précipitations. Alt. = altitude. Coef. Phyt. = Coefficients phytosociologiques. Soc. = sociabilité.  $\bar{X}$  = moyenne arithmétique des valeurs de la sociabilité.

Reste à mentionner encore la présence non négligeable de ce taxon sur les zones à coulées basaltiques fissurées et colmatées par des argiles.

### b. *Optimum bioclimatique* (Analyse du gradient des précipitations par type de sol)

Cette étude ne peut être menée à son terme qu'en examinant les valeurs des coefficients phytosociologiques par catégorie de sols et en essayant de montrer qu'il y a, entre certaines limites, *grosso-modo* superposition des gradients des coefficients phytosociologiques au gradient des précipitations. Dans le cas contraire, il est nécessaire d'analyser les causes de cette discordance.

Tableau 1a	HIERARCHISATION DES VALEURS DES DIFFERENTS COEFFICIENTS PHYTOSOCIOLOGIQUES D' <i>Aristida rhiniochloa</i> AU SEIN DES GROUPEMENTS VEGETAUX DU DARFUR	
Morphologie des sols	Caractéristiques phytosociologiques de l'espèce dans les groupements	
Sols rocailloux (III)	(H)	(I)
		<u>Pr.</u> 300 à 400 mm. <u>Alt.</u> 1000 à 1300 m. <u>Substrat</u> du socle et de ses reliefs  <u>Coef. Phyt.</u> 20 % $I_1^{-1}$ , 50 ( <u>Soc.</u> 2 . $\bar{X}$ = 2) <u>R.c.</u> = <u>25</u>

*Sols arénacés (I)*. Une réorganisation de l'ordre des relevés phytosociologiques du tableau du groupement (A) — cf. QUÉZEL (1969) — montre l'influence directe des précipitations sur le développement des pousses d'*Aristida rhiniochloa* (voir les 4 premières colonnes du tabl. 2 ci-joint).

Tableau 2

Stations	Gourgeil (piémont)	Gourgeil (près de Suini)	Gertanda (à 15 km au sud de Dor)	Jebel Koib revers N sur la piste d'Um Burru à Mus- bat)	Revers S.W. des Wana Hills à 25 km au NW de El Fasher
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
Précipita- tions moy. ann. (mm)	400—500	400—450	~ 300	~ 250	entre 350 et 400
Abond. Dom.- Sociabilité	5—5	4—5	2—3	1—2	+

Pour expliquer l'anomalie de la colonne 5, il convient de citer, au préalable, quelques résultats expérimentaux de culture obtenus à Marseille.

Pour une centaine de lemnes d'*Aristida rhiniochloa* répandues dans du sable de Carnon, placé à l'intérieur d'une jardinière à drain, une graine parvenait à germer dans les 3 jours suivant un seul copieux arrosage. Ce laps de temps écoulé, le sable était complètement desséché, et s'opposait *ipso facto* à l'éclosion des coléoptiles. Parallèlement, l'expérience conduite dans un sol identique, mais arrosé journallement deux fois, on pouvait dénombrer dans les 3 à 4 jours suivants une bonne vingtaine de piléoles. L'eau, après avoir bien imprégné les lemnes coriaces et glochidiées avait suffisamment

humecté les embryons pour qu'ils puissent réagir au contact de la chaleur. Or, la température réalisée dans les conditions de l'expérience indiquait constamment 38° C, et un bac inférieur rempli de 5 litres d'eau garantissait une humidité appréciable à l'intérieur de l'étuve. Nous sommes donc ici assez loin des conditions thermiques maximales du Soudan où des températures proches de 60° C sont assez fréquentes à 12 heures, au niveau du sable et provoquent des phénomènes d'évaporation intense.

Tableau 3		MOYENNE DES PRECIPITATIONS JOURNALIERES DE CERTAINES STATIONS INTERTROPICALES					
Année	Station	Précipitations annuelles (mm)	Période des pluies envisagée Juillet-Août				
			Durée	Nb jours de précipitations (b)	Nb jours de sécheresse (c)	Moy. préc. journalière de (b) (mm)	
1957 (déficitaire)	Sebé Ennedi	107	38 j.	21	17	5,23	
1962 (sub-normale)	Plateau inf. Angrettehe Ennedi	134,4	37 j.	28	9	4,8	
	Plateau sup. Biti-Kategekilé Ennedi	158				5,6	
1958 (normale)	Plateau inf. Angrettehe Ennedi	223	32 j.	28	4	7,9	
	Plateau sup. Ennedi	plus de 158 ?				7	
1959 (excédentaire)	Plateau inf. Elkoo Ennedi	321	47 j.	33	14	11,5	
	Plateau sup. Biti-Kategekilé Ennedi	224				8	
17 ans	Abéché Tchad	Moyenne		60 j.	26	34	13,65
		en.	2 m.				
1901-34	El Obeid Central Soudan	393,6	244,3	60 j.	20	40	12,2
1918-34	El Fasher Central Soudan	293,3	224,1	60 j.	23	37	9,7

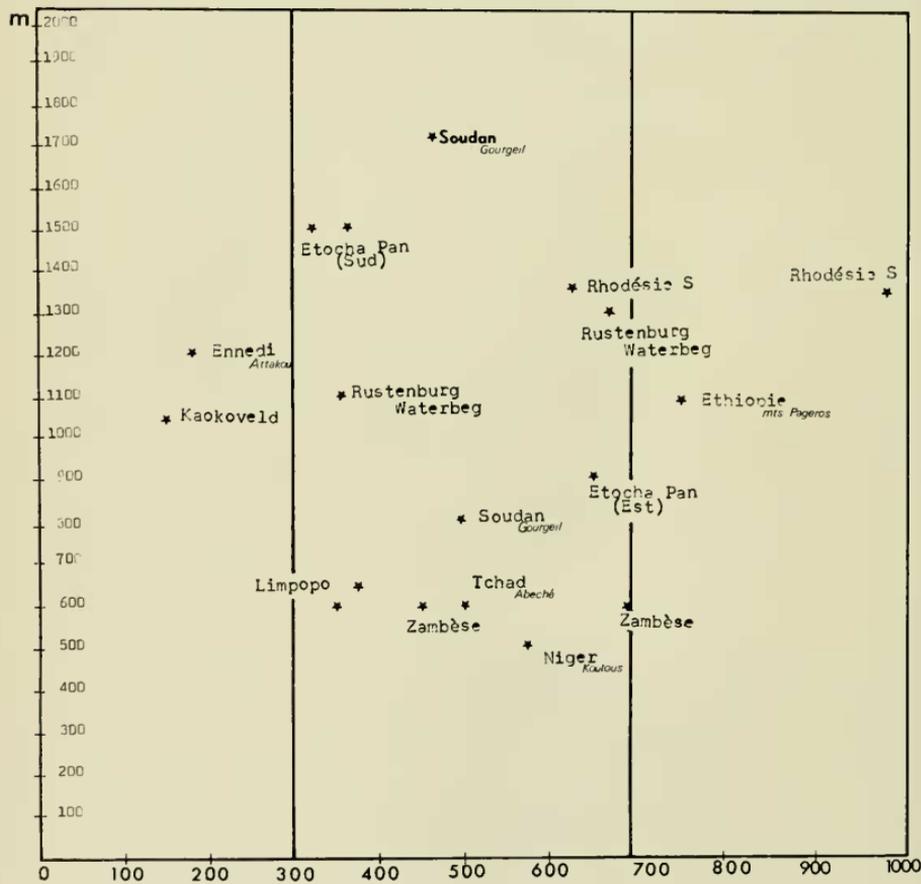
Tout ceci a pour corollaire immédiat que des précipitations faibles sont, au Soudan, quasiment sans effet sur les semences. Essayons, en conséquence, de présenter quelques chiffres limites (tableau 3). L'espèce ne se développe pas chaque année sur les hauts-plateaux de l'Ennedi (BOURREIL & GILLET 1965) tandis qu'elle germe régulièrement à chaque saison des pluies dans les trois stations d'Abéché, d'El Fasher et d'El Obeid. Dans ces conditions, vu que Juillet et Août correspondent ici à l'époque des plus importantes tornades, en se basant sur la moyenne journalière de précipitations de ces deux mois (haut. totale des précipitations de Juillet et Août / nombre de jours de précipitations supérieures à 5 mm) on peut estimer que des pluies minimales de 10 mm sont nécessaires et suffisantes pour assurer la germination d'un contingent minimum des nouvelles générations d'*Aristida rhiniochloa*.

Tableau 4

23 VII	30 VII	10 VIII	14 VIII	15 VIII	17 VIII	18 VIII	19 VIII	20 VIII	21 VIII	22 VIII	23 VIII	26 VIII	28 VIII	29 VIII	30 VIII	31 VIII	
Koutoum	17	13	26	07	—	7	34	12	19	10	12	12	24	.	.	08	
Umm Burru	.	.	.	.	45	.	31,5	.	21	13	5	9	.	15	5	11	30

Or, pour 1967, époque de notre mission, la région d'Umm Burru et sans doute aussi celle du Jebel Koib, celle de Gertanga enclavée dans un groupement de djebels, ont essuyé une première tornade exceptionnelle (45 mm) qui a provoqué certainement la levée en masse des diaspores de l'Aristide jonchant le sol (Tabl. 4).

Par contre, le revers S. W. des Wana Hills situé à la même distance que Koutoum de l'isohyète des 400 mm a très vraisemblablement 'essuyé' une première tornade tout au plus égale à celle de cette station (donc deux fois et demi moins importante que celle d'Umm Burru) et il est aussi possible que les précipitations successives estivales aient à peine effleuré la zone intéressée par le relevé. Cette interprétation semble plausible vu que, non loin de là, les coefficients phytosociologiques de l'Aristide sont 1—2 pour deux relevés de rocailles où la perméabilité de l'eau est moins grande qu'au niveau des arènes.



Graphique :	Diagramme ombrothermique des zones alentour des stations d' <i>A. rhiniochloa</i>
	Ordonnées: Altitudes moy. (m)
	Abscisses: Précipitations ann. moy. (mm)

Il ressort de cette analyse que l'optimum bioclimatique relatif d'*Aristida rhiniochloa* est, sur sol arénacé, atteint, dans l'aire tropicale nord pour des précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 400 à 500 mm, dans des pelouses, et secondairement dans des groupements végétaux de steppe arborée à 'vides' nettement prédominants où les arbres sont tout au moins distants de 5 à 10 m les uns des autres.

*Sols à coulées basaltiques fissurées et colmatées (II)*. L'étude de la case horizontale (II) du tableau 1 confirme notre précédente interprétation sur la superposition des gradients. Il est à remarquer que dans le groupement (D) — comme le montre l'analyse du diagramme ombrothermique (graph. 1) — l'espèce est, dans la contexture écologique actuelle, à la limite des ses possibilités altitudinales. Son rapport de combativité est corrélativement près de 2,5 fois plus faible. Au cours de l'ascension du Gourgeil, nous avons d'ailleurs été d'autant frappé par sa disparition au-dessus de 1700 m qu'apparaissait, vers les 2300 m, dans la pelouse à *Andropogonées*, l'espèce pérenne *Aristida adoensis*.

*Sols rocailleux (III)*. L'anomalie de la valeur importante des coefficients phytosociologiques d'Abondance — Dominance et de Sociabilité (tabl. 5, relevés 17 à 22) d'*Aristida rhiniochloa* au sein du groupement (C) s'explique par l'importance des tornades tombées en 1967 dans la région d'Umm Burru et dont nous avons souligné les conséquences.

Tableau 5

relevés	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Seddera latifolia</i>	.	.	.	.	.	.	1.2	.	+	1.2	.	1.2	1.2
<i>Stipagrostis birtigluma</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.2	2.3	.	1.1	1.1	.
<i>Cleome scaposa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Aristida rhiniochloa</i>	2.3	+	+	4.5	2.3	2.3	+	+	.	.	1.2	.	+

Par contre, il apparaît clairement que cette espèce n'est pas représentée, dans certains des relevés (23 à 29) où coexistent au moins 2 des 3 xérophiles *Seddera latifolia*, *Cleome scaposa*, *Stipagrostis birtigluma* (indices selon QUÉZEL de précipitations nettement inférieures à 200 mm).

*Sols à coulées basaltiques compactes (IV)*. Il est évident que, en dépit de précipitations favorables, le type de sol à coulées basaltiques compactes de la zone de piémont du Gourgeil favorisant l'épanouissement d'une brousse quasi-inextricable, ne convient pas à *Aristida rhiniochloa*, espèce principalement héliophile. Nous l'y avons d'ailleurs observée, en très faible abondance, dans les zones de clairières ensoleillées de cette formations végétale.

## 2. Hémisphère sud

Nous ne possédons pas de renseignements précis sur les coefficients phytosociologiques d'*Aristida rhiniochloa* dans l'hémisphère sud.

DE WINTER pense que c'est une espèce rude, vigoureuse, présente sur les pentes, les cailloutis des surfaces horizontales, les aires sablonneuses ou terreuses, dans les stations sèches ou très sèches et aussi 'in . . . often disturbed situations'.

D'après O. J. AZANCOT DE MENEZES *Aristida rhiniochloa* a, en Angola, son optimum écologique dans les savanes et steppes boisées à *Colophospermum mopane*. En fonction de ces renseignements, il semble que l'optimum bioclimatique soit, ici, atteint pour des précipitations annuelles de l'ordre de 600 mm.

## 3. Conclusion

En récapitulation à cette étude, l'optimum écologique d'*Aristida rhiniochloa* est atteint, en aire tropicale, sur sols arénacés (arènes plus ou moins grossières) et pour un palier de précipitations annuelles moyennes de 400 à 600 mm, dans des groupements de pelouses ou de savane arborée et de steppe boisée très claires des étages bioclimatiques tropical accentué (précipitations échelonnées sur 6 à 7 mois) et subdésertique atténué (précipitations échelonnées sur 4 à 6 mois).

# II. EXPOSÉ DE NOS RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

## A. PREMIÈRE EXPÉRIENCE

C'est en septembre 1965 que, par contrastes de températures (séjours alternés au frigidaire et à l'étuve), nous avons fait germer pour la première fois une certaine quantité de plantules d'*Aristida rhiniochloa* (BOURREIL 1967). De tout ce lot, un seul plant a pu survivre, en orientation sud, sur le rebord interne de la fenêtre de la bibliothèque de notre Laboratoire (Faculté des Sciences de St. Jérôme). Il fleurit une première fois en Juin 1966 et nous avons pu récolter les diaspores en Juillet. Toujours alimenté au liquide de SACHS, ce plant fut alors transféré dans la serre du jardin botanique récemment aménagée, où rempoté dans un pot de diamètre plus grand (25 cm), il atteignait au bout de 11 mois de culture, 1,60 m et fleurissait pour la seconde fois (Août 1966). En raison de l'ampleur de son système racinaire, nous le transplantions, en Octobre, dans un bac en ciment de section rectangulaire (72 x 60 cm) et de 60 cm de profondeur, rempli de sable d'Hyères. Très à l'aise dans ce nouveau substratum, cette pousse tuteurée n'émettait plus d'innovations mais canalisait son activité dans la croissance verticale et la floraison (BOUR-

REIL 1970). Elle fleurissait encore pour la troisième et la quatrième fois les 16<sup>ème</sup> et 18<sup>ème</sup> mois (Janvier et Mars 1967). Au cours du mois d'Avril, les glumes de quatrième floraison prenaient une teinte pourpre sombre, tandis que la pousse géante (2,70 m) qui atteignait presque le sommet du toit de la serre, pâlisait progressivement. En Mai de la même année, elle s'éteignait en début d'anthèse, après avoir engendré trois générations de diaspores fructifères.

## B. RESULTATS FONDES SUR D'AUTRES EXPÉRIENCES

### 1. Remarques sur les rythmes de succession des Biocycles

Tandis que, dès la fin Mai 1967, nous déracinions notre pousse géante, nous remarquions pour la première fois l'apparition d'un jeune plant issu de graines de 3<sup>ème</sup> floraison<sup>14</sup> jonchant le sol. Or, le plant tuteuré était régulièrement arrosé et, de Décembre 1966 à Avril 1967, nous n'avions pas remarqué de germinations de plantules. Précisément, le report des températures internes (exprimées en ° C, elles étaient identiques sur le substrat et à 1,70 m du sol) de la serre bétonnée du jardin botanique permet de saisir la cause de ce phénomène (Tableau 6).

Tableau 6

Période	Déc. (1966)	Janv. (1967)	Fév. (1967)	Mars (1967)	Avril (1967)	Mai (début) (1967)	Mai (moitié) (1967)	Mai (fin) (1967)
Tempé- ratures maximales	20	20	20	20	22	20	22	26
Tempé- ratures minimales	20	20	20	20	13	13	15	17

Les températures minimales ci-jointes légèrement tièdes ne peuvent nuire à la germination des plantules car, comme le prouvent nos précédents essais (BOURREIL 1967), nous avons observé la percée, au frigidaire, d'une fine pellicule de givre par un coléoptile<sup>15</sup>. Par contre, il apparaît pour les températures maximales un seuil liminaire de 26°C au-dessous duquel les caryopses ne peuvent pas germer. Effectivement, dans toute l'aire africaine embrassée par l'espèce, les températures maximales diurnes sont, durant la saison des pluies, toujours supérieures à ce seuil liminaire.

La constatation fortuite de la germination d'une plantule nous incitait à semer dans deux bacs supplémentaires, quelques trois cents diaspores provenant de récoltes de 3<sup>ème</sup> floraison de la pousse tuteurée. L'un des bacs cor-

respondait au sable d'Hyères à granulométrie déjà définie (BOURREIL 1967) mais de pH plus élevé — 8,5 — en raison de l'absorption fréquente des ions du liquide de Sachs. L'autre était rempli de terre basaltique à pH identique. Dans l'espace de 7 à 12 jours après les semences, nous comptons entre les 4 et 9 Juin approximativement une cinquantaine de plantules. Le taux de germination se chiffrait aux alentours de 30 %. Cette expérience démontre que les graines de 3<sup>e</sup> floraison mûres à la fin Avril (maturation plus lente en serre) avaient tout juste bénéficié d'un repos d'un mois<sup>16</sup>. On peut donc en déduire que la dormance pluriannuelle des diaspores d'*Aristida rhiniochloa* sur les plateaux culminaux de l'Ennedi (BOURREIL & GILLET 1967) n'est imposée que par la pénurie des précipitations supraliminaires estivales des années à régime pluviométrique déficitaire.

## 2. Ascendance tropicale certaine de l'espèce

Malgré la difficulté de faire pousser à ciel ouvert certains *Aristides* végétant dans les zones tropicales (BOURREIL 1967), nous aménagions, le 5 Juillet 1967, trois micro-stations<sup>17</sup>, sur la rocaille partiellement ensablée du jardin botanique. Nous y semions entre 400 et 500 graines, arrosées de 8 à 19 h., à intervalles réguliers (6 à 7 fois par jour) pour éviter la dessiccation du sol extrêmement rapide en raison de l'action combinée du soleil et du vent.

Dès le troisième jour, les piléoles raides commençaient à pointer à la surface des placeaux sablonneux et la première feuille laminée perçait dans la journée. Au total, du 8 au 12 Juillet, une cinquantaine de plantules se dressaient dans un espace de 0,30 m<sup>2</sup>. Sur substrat brun plus compact, les coléoptiles ne commençaient à poindre à la surface du sol qu'au bout d'une semaine. Au début d'Août, ces jeunes plantules se développaient à merveille et progressivement nous avons réduit à l'unité, le nombre des arrosages journaliers. A la fin Août, la plupart des pousses s'élevaient à une vingtaine de centimètres et individualisaient 6 à 7 axes non encore exsertes. En Septembre, elles extériorisaient leurs noeuds et leurs panicules, mais ne pouvaient en raison de la baisse des températures maximales et minimales, effectuer l'anthese avant la venue du froid qui décime toutes les pousses de cette espèce, et cela 82 jours (2m., 22j), après l'apparition des coléoptiles.

Un an plus tard, le 9 Mai 1968, nous semions sur les mêmes placeaux un autre lot de diaspores d'*Aristida rhiniochloa*. Nous aboutissions le 28 Septembre au même résultat, soit 139 jours (4m. 19j.) après l'apparition des coléoptiles. Or, sachant que l'espèce boucle, à El Fasher, son biocycle en 90 jours (3 mois), on peut en conclure que la contexture écologique méditerranéenne lui est défavorable (BOURREIL 1969). Il découle, en définitive, de cette expérience, que le taxon *Aristida rhiniochloa* est d'ascendance indiscutablement tropicale.

### 3. Détermination de la garniture chromosomique diploïde

Une étude très détaillée de la garniture chromosomique somatique d'*Aristida rhiniochloa* que nous avons récemment effectuée (BOURREIL, GESLOT & GILLET 1970) sur des cultures de lignées d'Afrique boréale (Ennedi ; terrains d'aviation des aéroports d'El Fasher et d'El Obeid, Soudan) concorde pour le genre *Aristidae* avec le nombre diploïde  $2n = 22$  de la majorité des espèces étudiées à ce jour.

### 4. Recherches sur l'évolution

#### a. Expérience de réduction de l'inflorescence

La réduction extrême d'une panicule multiflore à un épillet uniflore obtenue au cours de deux expériences de culture à Marseille nous suggèrent que de ces deux structures, la panicule multiflore est la plus ancestrale (BOURREIL 1970).

#### b. Expérience de régression des subules d'arête

Des résultats statistiques déjà publiés (BOURREIL 1970) ont montré qu'à partir de panicules de 3ème et 4ème floraison formées sur des ramifications latérales ascendantes, la pousse géante d'*Aristida rhiniochloa* a engendré des diaspores à subules d'arête très courtes. Cette particularité s'est transmise dans la descendance lors de l'unique floraison des pousses (G2 j. b.) cultivées sur la rocaille du jardin botanique<sup>18</sup>. Ainsi, par modification radicale de son écologie, un plant d'*Aristida* a libéré une expression nouvelle de son génotype 'longueur des subules d'arête'. Ce fait important indiquant le sens de la marche de certaines orthogénèses de nombreuses diaspores de graminées, vient à l'appui de l'hypothèse de l'influence de l'environnement sur l'évolution et la diversification des espèces. Or, une étude comparative des limbes 2 sous-paniculaires des pousses (G2 j. b.) montre que leur structure d'ensemble (alternance des faisceaux conducteurs de différents types, configuration des nervures, nombre de files siliceuses des bandes épidermiques) reste relativement plus stable<sup>19</sup>.

Ces résultats prouvent que certains sippes affines d'Aristides à port végétatif et structure limbaire voisins, mais différant actuellement par leurs caractéristiques dimensionnelles florales, peuvent, sous l'influence de l'environnement ou de l'isolement géographique, résulter du fractionnement d'un seul taxon en plusieurs unités infraspécifiques ou spécifiques, selon l'ampleur des différences. C'est typiquement le cas des sippes *Aristida adscensionis* L. (taxon tropical) et *Aristida adscensionis* L. subsp. *gigantea* L. (essentiellement méditerranéen, et secondairement tropical)<sup>20</sup> à caryotype très affine (BOURREIL & TROUIN 1970). Sur la base de ce principe, nous avons encore placé en synonymie<sup>21</sup> *Aristida congesta* et *Aristida tunetana* dont nous avons précisé la garniture chromosomique diploïde (BOURREIL & TROUIN 1970).

Par contre, les taxons *Aristida meccana* et *Aristida mutabilis* à nombre chromosomique identique (BOURREIL & GESLOT), à port anatomique limbaire assez affine<sup>22</sup> ont été cependant considérés par l'un de nous comme deux espèces différentes au vu de deux catégories de critères morphologiques concomittants (BOURREIL 1969)<sup>23</sup>. Une étude statistique de la longueur de la cellule apicale des poils bicellulaires de la face adaxiale du limbe 2 sous-paniculaire de ces deux espèces<sup>24</sup> accrédite cette interprétation. De plus, une mission au Darfour nous a permis de constater qu'ici leur aire de répartition ne se chevauche pas du tout alors qu'il existe «au Hoggar» des zones de contact (relevés de P. QUEZEL 1965) entre ces taxons dont le biocycle ne se déroule pas exactement à la même vitesse (*Aristida meccana* a un rythme de croissance et de maturation nettement plus accéléré<sup>25</sup> (BOURREIL 1967)). Il est encore intéressant de mentionner ici le cas des espèces du groupe des *funiculatae* réparti dans l'hémisphère Nord, à morphologie et à anatomie limbaire affines : *Aristida funiculata* (Cap vert, Sénégal, Niger, Tchad, Soudan, Abyssinie, Erythrée, Arabie, Iran, Inde), *Ar. royleana* (Inde, Pendjab), *Ar. stocksii* (Inde, Concan). Leur étude caryologique ne manquerait certainement pas d'intérêt.

Est-ce à dire que des taxons morphologiquement affines, à limbes anatomiquement distincts dérivent nécessairement de souches différentes ? Notre expérience n'implique certainement pas un tel postulat. Nous pensons, en fait, qu'il peut éventuellement se produire une diversification de structure au niveau de l'anatomie transversale limbaire, mais qu'en définitive, le nombre des files siliceuses épidermiques des bandes hiérarchisées des limbes est l'un des critères les plus sûrs pour retrouver les espèces qui dérivent d'une même souche ancestrale<sup>26</sup>.

### c. Expérience sur la variation de la taille des aiguillons du corps lemmaire

Au cours de nos différents essais de culture d'*Aristida rhiniochloa* en plein air ou en serre, nous avons pu vérifier sur quelques dizaines de pousses et de nombreuses diaspores la stabilité de la taille des aiguillons uncinés-ascendants alignés sur le corps lemmaire. Pourtant, il y a quelques mois, sur une pousse chétive de cette espèce s'étant développée sur substrat basaltique humide, à l'ombre de l'écran constitué par plusieurs plantes d'ornement de la serre tempérée du jardin botanique de St. Jérôme, nous avons eu la surprise d'observer les diaspores particulières d'une panicule pauciflore. Leur corps lemmaire portait des aiguillons à peine apparents à l'observation au binoculaire et leur densité paraissait plus lâche. Il est donc clair que des modifications de la contexture écologique peuvent, le cas échéant, provoquer une miniaturisation accentuée de la taille de ces éléments épidermiques et leur raréfaction.

Ceci a pour corollaire que les taxons *Aristida andoniensis* Henrard et *Aristida serrulata* Chiov. sont des écotypes d'*Aristida rhiniochloa*. Nous les intégrons dans de nouveaux fractionnements qui subdivisent les regroupements synonymiques spécifiques de DE WINTER (1965):

- A. corps lemmaire à rangées d'aiguillons uncinés-ascendants très proéminents . . .  
 . . . . . *Aristida rhiniochloa* var. *rhiniochloa*  
 Aire de répartition : type de l'espèce réparti au Niger, au Tchad, au Soudan,  
 en Abyssinie, en Angola, en Afrique du Sud Ouest : (Kaokoveld, Damaraland).  
 Synonymie : *Aristida rigidiseta* PILGER, Bot. Jahrb. 51 : 413 (1914).
- AA. Corps lemmaire non ainsi.
- B. Corps lemmaire à carène axiale et flancs scabriuscules, ces derniers souvent à  
 bandes partiellement glabres . . . . .  
 . . . . . *Aristida rhiniochloa* HOCHST. eovar. *serrulata*  
 (CHIOV.) BOURREIL, stat. nov.  
 Aire de répartition : Erythrée, Rhodésie, Transvaal.  
 Synonymie : *Aristida serrulata* CHIOV., Agric. col. di Firenze 18 : 350 (1924).
- BB. Corps lemmaire à carène axiale à peine scabriuscule et à flancs glabres . . .  
 . . . . . *Aristida rhiniochloa* HOCHST. eovar. *andoniensis*  
 (HENRARD) BOURREIL, stat. nov.  
 Aire de répartition : Afrique du Sud-Ouest (Ovamboland).  
 Synonymie : *Aristida andoniensis* HENR., Crit. Rev. gen. *Aristida* 540 : 691—  
 692 (1928).

Pour conclure, nous pensons que des pousses d'*Aristida rhiniochloa* eovar. *serrulata* de Rhodésie transplantées au Soudan engendreraient probablement à plus ou moins longue échéance des diaspores fortement échinulées du type de celles de la variété *rhiniochloa*.

### III. BIOGÉOGRAPHIE DE L'ESPÈCE

Quoique, dans cette étude, nous ayons à peine effleuré le cas des précipitations limites (inférieures et supérieures) d'*Aristida rhiniochloa*<sup>27</sup>, nous exposerons cependant les conclusions qui en découlent.

#### A. INTERPRÉTATION DE L'AIRE DE RÉPARTITION ACTUELLE

La localisation de trois stations d'*Aristida rhiniochloa* sur les plateaux culminaux de l'Ennedi et nulle part ailleurs dans ce massif pose le problème de la dynamique de cette espèce. Cet isolement est conditionné par deux ordres de faits.

En raison des difficultés d'accès, ces stations d'Aristide des hauts plateaux sont quasiment à l'abri des herbivores. Aucune piste chamelière n'emprunte, en effet, ce lieu désolé — « disturbed » dirait DE WINTER — battu en brèche par les vents. D'autre part, nous pourrions démontrer<sup>27</sup> qu'à l'exception des années à précipitations subnormales (6<sup>0</sup>/0), tous les autres types d'années — à précipitations excédentaires (40<sup>0</sup>/0), normales (20<sup>0</sup>/0), déficitaires (33<sup>0</sup>/0, à précipitations inférieures à 50 mm), soit un total de 93<sup>0</sup>/0 — favorisent le maintien de cet Aristide dans ce site.

Sur les plateaux gréseux inférieurs, la cote de précipitations annuelles des 300 mm est très rarement atteinte, sauf les années excédentaires et en quelques points privilégiés (Bourkouba, Elikao) pas toujours les mêmes. En année normale, on atteint tout juste les 223 mm (Angrettaha), et en année déficitaire (33% des années), les précipitations oscillent entre 50 et 110 mm. Les années déficitaires, insuffisantes quant aux précipitations totales nécessaires à la survie de l'espèce, s'avèrent par ailleurs, très dangereuses du fait que des tornades supérieures à 10 mm fouettent de 1 à 5 fois le sol de ces contrées. L'itération de ces tornades provoquerait inéluctablement, pour leur perte, un échelonnement des germinations de tous les caryopses des diaspores qui se trouveraient sur les plateaux. Ainsi, pris entre les «feux» des précipitations totales insuffisantes et des tornades stimulantes, l'individu végétatif, la diaspore, verraient inexorablement s'épuiser leurs réserves et ne pourraient que disparaître en face d'un bioclimat à 90% contraire. A ce fléau du ciel, se joindrait celui des troupeaux, des bêtes de caravanes<sup>28</sup> et des animaux sauvages. Tout concourt vraiment à isoler les stations culminales de l'Ennedi du reste de l'aire des Savanes sahéliennes où prospère l'Aristide. Mais, à propos, en fut-il toujours ainsi?

Sur un transect bioclimatique, pincés dans une boutonnière de l'isohyète nord des 100 mm (Mourdi), distants d'une bande plus au sud à précipitations moyennes annuelles comprises entre 100 et 200 mm (l'isohyète des 200 mm passe près et au nord de Musbat et d'Arara), les hauts plateaux de l'Ennedi à régime tantôt du type désertique (moins de 50 mm), tantôt des types sub-désertique atténué ou tropical accentué sont actuellement nettement isolés de la Steppe arborée d'Abéché (488,4 mm) et des stations du Soudan où chaque année reparaît l'espèce. En effet, l'analyse des coefficients phytosociologiques reportés dans le tableau 5 prouve qu'un total de précipitations moyennes annuelles supérieur à 150 mm est au moins nécessaire au déroulement complet du biocycle de l'espèce en un site.

Il s'ensuit que la station des hauts-plateaux de l'Ennedi ne peut correspondre à un avant poste actuel de progression de l'espèce vers la périphérie de son aire, progression qui nécessiterait des conditions bioclimatiques optimales dont la réalisation, est actuellement invraisemblable sur la ceinture sud limitrophe de ce massif.

Par contre, cette station septentrionale porte les stigmates d'une aire résiduelle et nous n'hésitons pas à affirmer qu'*Aristida rhiniochloa* prospérait il y a quelques dizaines de siècles dans tout le massif. Cette interprétation, entre admirablement en concordance avec le faisceau des arguments palynologiques qui ont conduit QUEZEL à démontrer qu'entre 2800 et 560 avant J. C., à la période sub-boréale, le Sahara, au climat actuel si âpre et si austère, était envahi par la forêt d'*Acacia*, succédant à un épisode à groupements méditerranéens. Or, répétons-le, la graminée précitée entre actuellement dans la constitution de formations herbacées africaines de la Savane arborée et des Steppes arbustives ou subdésertiques, groupements tous physionomiquement caractérisés, à des degrés divers, par différentes espè-

ces du genre *Acacia*, dont certaines s'éparpillent très clairsemées dans tous les étages de végétation de l'Ennedi. Comment ne pas envisager à la lumière de ces faits l'hypothèse de peuplements à *Aristida rhiniochloa* (espèce orophile inférieure et moyenne), essaimés sur les pentes méridionales du Tibesti, à la même époque (Période sub-boréale). En effet, au siècle actuel, QUEZEL (1967) y a signalé des stations d'espèces dont nous avons écrit qu'elles cohabitaient assez fidèlement avec *Aristida rhiniochloa*. Il s'agit d'*Aristida funiculata*, *Ar. adscensionis*, *Ar. papposa* (*Stipagrostis uniplumis* ssp. *papposa*), *Cenchrus ciliaris*, *Chrysopogon aucheri*, *Heteropogon contortus*, *Themeda triandra*. Depuis cinq siècles avant le CHRIST, l'aridification du Sahara n'a cessé de croître jusqu'à l'époque actuelle, provoquant la rétraction progressive de l'aire de cette espèce dont il ne reste plus de trace sur les plateaux tibestains pour des raisons climatologiques (précipitations annuelles variant de 100 à rarement 200 mm sur le versant sud) radicalement opposées à sa «rémanence». Si ce sippe a pu subsister sur son aire résiduelle de l'Ennedi, il l'a fait à la faveur de contrastes pluviométriques énormes. Ainsi, certaines années, des précipitations totales inférieures à 50 mm excluant des tornades conséquentes ne sollicitant pas la venue de nouvelles germinations n'émoussent pas le pouvoir germinatif des caryopses protégés par un corps lemnaire très coriace. D'autres années, des régimes pluviométriques avoisinant les 300 mm sont bénéfiques au maintien de l'espèce dans ce site.

L'analyse bioclimatique des stations d'*Aristida rhiniochloa* des hauts-plateaux prouve donc, en accord avec son ascendance tropicale certaine, que son aire de répartition actuelle est une aire de rétraction. Corrélativement, les groupements stationnels du S. W. et du S. E. africain devaient s'agencer, à la période sub-boréale, en solution de continuité. La disjonction apparente entre les stations nord-sud tropicales de l'espèce demeure, vers la zone Est-équatoriale, assez hypothétique, car de part et d'autre de la traînée des grands lacs africains oblongs, on enregistre actuellement dans les zones de piémont des précipitations moyennes annuelles propices à son maintien. Une connaissance plus approfondie de la flore de ces contrées ne manquera pas de nous éclairer à ce sujet.

## B. HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE DU TAXON

L'étude phytochorologique préliminaire a montré une coexistence très fidèle entre *Aristida rhiniochloa* et *Aristida adscensionis* (100 % des groupements de l'hémisphère nord concernant la première espèce). Quoique nous n'ayons pas encore cherché l'optimum écologique de la seconde, ce fait revêt une certaine importance.

En effet, nous avons déjà émis l'hypothèse selon laquelle des espèces ancestrales, souches des sippes actuels de *Streptachne* se seraient individualisés au Cénomanién (Crétacé) en Amérique du Nord, en Amérique du Sud, en Afrique et en Australie (BOURREIL 1969g). Un groupement de sippes

affines issu de l'un des *microphyllum* du genre *Aristida* englobe les espèces *Aristida adscensionis* (Amérique, Afrique et îles intermédiaires), *Ar. curvata*, *Ar. effusa*, *Ar. scabrivalvis* (Afrique), *Ar. depressa* (Inde, La Réunion), *Ar. chaetophylla* (Madagascar). Si l'apparition du sippe *Aristida rhiniochloa* datait de la même époque que celle du taxon tropical *Aristida adscensionis*, on aurait retrouvé — vu leur écologie affine — des spécimens de la première dans les localités extra-africaines de la seconde. On aurait aussi mentionné des stations de sippes tout au moins affines d'*Aristida rhiniochloa*, à Madagascar et à la Réunion où l'on a récolté respectivement *Aristida chaetophylla* et *Aristida depressa*<sup>29</sup>, espèces liées à *Aristida adscensionis*<sup>15</sup>. Or, il n'en est rien. La seule unité taxonomique affine d'*Aristida rhiniochloa* est, selon DE WINTER et conformément à notre avis, *Aristida hubbardiana* cantonnée dans le nord de l'Afrique du S. W.<sup>30</sup>. Pour autant que des stations extra-africaines nouvelles d'*Aristida rhiniochloa* ne puissent, un jour, être signalées, ces déductions rendent probable son individualisation à l'époque post-oligocène. (L'oligocène — selon FURON et TERMIER — correspond à l'avant dernier étage de contact entre l'Afrique et Madagascar) durant laquelle il règne encore sur la terre, dans les zones paleogéographiques qui nous intéressent, un climat très chaud. Par contre, il semble improbable que sippe éminemment submégatherme ait pu apparaître après l'exondaison du dernier pont Afro-malgache (pléistocène), au cours de phases climatiques moins chaudes en Afrique et plus froides en Europe (glaciations quaternaires).

Abordons succinctement le problème de la localisation du berceau d'*Aristida rhiniochloa*. Il se situe très probablement en Afrique australe si l'on considère d'abord que, dans l'ancien monde, centre important de diversification, 74 espèces de la Section *Streptachne* végètent dans l'hémisphère sud alors que jusqu'ici 12 représentants ont été seulement signalés dans l'hémisphère nord et que 8 sont amphitropicaux. D'Afrique australe, cette espèce a pu étendre son aire au nord de l'équateur par le couloir de l'Ouganda et du Kenya ou par les zones de piémont alentour de cette faille, qui date d'avant la première moitié de l'ère tertiaire.

#### IV. CONCLUSION GENERALE

Nous venons, à la suite de recherches sur le terrain (Darfour, Ennedi) et en aire méditerranéenne, de démontrer l'ascendance tropicale, certaine de l'espèce linnéenne *Aristida rhiniochloa* dont nous avons précisé l'optimum écologique, situé l'origine très probable (Afrique australe) et apprécié approximativement l'époque d'individualisation (post-oligocène).

Nos travaux expérimentaux qu'il conviendra de poursuivre montrent déjà par comparaison des résultats obtenus avec certaines structures observées sur d'autres espèces (BOURREIL 1969 c, d, g) que l'évolution de la diaspore (lemme) de nombreuses graminées s'est effectuée dans le sens de la réduction de l'arête, équivalente du limbe. Ils nous suggèrent que certaines espè-

ces affines morphologiquement et à limbe similaire sont des sippes vicariants dérivant d'une souche ancestrale commune (FAVARGER 1966). Des variations épidermiques du corps lemnaire obtenues en culture nous ont permis, par ailleurs, de scinder l'espèce en une variété typique et deux écovariétés.

Nous poursuivons, à l'heure actuelle une série de recherches sur *Aristida rhiniochloa* (R. BUVAT et P. BOURREIL, infrastructure des chloroplastes ; P. BOURREIL et M. TROUIN, palynologie optique et palynologie électronique au microscope à balayage). Enfin, un important travail traitant de la valeur taxonomique des épidermes (recherche des corrélations phylogénétiques) en voie d'achèvement (P. B.) s'appuie pour une bonne part sur la nervation limbaire et sur les files siliceuses des bandes épidermiques de cette graminée.

### NOTES EXPLICATIVES

- 1 encore appelée région Soudano-Deccanienne EIG, ou Soudano-Zambézienne LEBRUN.
- 2 ou domaine Sahelo-Soudanien LEBRUN, soit encore extension sahélienne du domaine oriental de la région Soudano-Zambésienne WHITE.
- 3 Plateau Attakou, Ennedi septentrional (Lat. N. 17°32'; Long. E. 22°08).
- 4 Niger. De plus, l'espèce a été récemment récoltée dans une station du Mali (LEBRUN J. P., communication verbale).
- 5 Arboretum d'Abéché, Tchad. GILLET, n° 347.
- 6 Soudan : Plateaux du Darfour. (1) rocailles à 5 km au N. de Musbat. (2) dalle gréseuse à 4 km au NW de Musbat. (3) rocailles dans la région de Komara à 20 km au SW de Musbat. (4) revers N du Jebel Koib sur la piste d'Um Burru à Musbat (socle). (5) rocailles du jebel Akkuru à 20 km d'Um Burru sur la piste de Musbat. (6) reg caillouteux sur le piémont méridional du Jebel Hakkuru. (7) rocailles du Jebel Jung au NE d'Umm Burru. (8) rocailles érodées sur la rive N de l'Wadi Umm Burru près du village. (9) arènes granitiques à 3 km à l'E de la case de passage d'Umm Burru. (10) reg caillouteux à 3 km à l'W du Taringei rock. (11) arènes sur le revers E du Jebel Manzula, à environ 50 km au NW de Dor. (12) rocailles du Jebel Towida à 45 km au NW de Dor. (13) arènes dans la région d'Umm Maraliik à 35 km au NW de Dor. (14) arènes rocailleuses sur le versant N du jebel Dor. (15) Gertanga à 15 km au S de Dor. (16) Dalle gréseuse culminale du Jebel Massimbo près de son extrémité méridionale. (17) rocailles sur le versant nord du Jebel Kobba. (18) arènes à 20 km au NW de Koutoum près de la piste de Dor. (19) arènes sur la rive W. de l'Wadi Sani à 20 km à l'Est de Koutoum. (20) arènes près d'Umm Kokaya à 27 km à l'Est de Koutoum. (21) arènes près de l'Wadi Bowa, à 10 km au N de Koutoum. (22) rocailles à 8 km à l'E de Koutoum sur la piste d'El Fasher. (23) arènes à 6 km au SW de Koutoum. (24) pelouse à 2 km au SW du Jebel Oum Seroual. (25) pelouse sur le plateau à 4 km au SW du Jebel Oum Seroual. (26) pelouse sur le revers E du Jebel Bolgni. (27) anciennes cultures sur le revers N du Jebel Bolgni. (28) pelouse dans la région de Sigai. (29) pelouse à 1 km au SW de Torrei. (30) rocailles au pied des Wana Hills à 2 et 5 km au NW de leur pointe méridionale. (31) revers SW des Wana Hills (socle). (32) massif du Gourgeil près de Suini (basaltes). (33) versant Nord du Gourgeil au-dessus de Farfura. (34) versant E du Gourgeil au-dessus de Farfura. (35) versant E du Gourgeil vers la piste de Tau-

- rey à Karba, à 1 km avant ce dernier village. (36) versant E. du Gourgeil au-dessus de Karba. (37) aéroport d'El Fasher (terrain d'aviation) Central Soudan. (38) aéroport d'El Obeid (terrain d'aviation), Soudan. *N. b.* les 37 premières stations correspondent à des relevés phytosociologiques de P. QUEZEL. L'espèce y a été repérée par P. BOURREIL. Au cours de l'escale à El Obeid (itinéraire retour), P. BOURREIL a récolté des diaspores d'*Aristida rhiniochloa* dans les parages du terrain d'aviation. Pour la localisation des stations, se reporter à la carte p. 5 de QUEZEL (1969) et complémentaiement aux cartes détaillées au 1:250.000 du Sudan englobant la zone prospectée du Darfur.
- 7 Monts Pageros, Terre Agow, altitude 3500' (collect. SCHIMPER n° 2285, IX-1854). Nous avons pu situer cette station avec l'aide de D. LEMORDANT sur un rayon de 50 km à l'ouest de Kheren.
  - 8 Les 3 domaines cités dans ce sous-groupe sud s'intègrent dans le domaine zambésien WHITE.
  - 9 Angola : Lungo (Lat. S. 14°15' ; Long. W. 13°20') et Mucope (Lat. S. 16°25' ; Long W 14°50'). Ces stations nous ont été communiquées par Oscar Jacob AZANCOT DE MENEZES, en 1968. — République of South West Africa : Okahandja : GAERDES, n° 16 ; Otjiwarongo : LIEBENBERG, n° 4906 — DINTER, n° 5754 — DE WINTER, n° 5754 — DE WINTER, n° 2723. Tsumeb : DE WINTER, n° 2927. Outjo : DE WINTER & LEISTNER, n° 5138.
  - 10 ou 11 Transvaal : Krüger National Park : BRYNARD & PIENAAR, n° 4270 — DE WINTER & CODD, n° 647 — VAN DER SCHIJFF, n° 1679 ; Waterberg : CODD, n° 8503. Rustenburg : ACOCKS, n° 18754 — CODD, n° 8678 ; Zoutpansberg : SCHWEICKERDT, n° 1876 ; Magalakwin : SCHWEICKERDT. — Rhodésie du Sud en particulier, Wankie district près des Chutes Victoria — Coll. J. C. R. HILL, VIII-1969) et Chiredzi district (coll. J. C. R. HILL). Ces deux dernières stations nous ont été indiquées par B. K. SIMON qui nous a envoyé des diaspores de même provenance.
  - 12 En particulier, voir la station d'Umtali, Umvumvumu, River valley et au Sud de cette localité sur le 20<sup>ème</sup> parallèle (carte de DE WINTER (1965) proche de la frontière Sud-Est en contact avec le Mozambique).
  - 13 Voir la carte annexe de notre travail.
  - 14 Nous avons en effet récolté les diaspores de 1<sup>ère</sup> et 2<sup>ème</sup> floraison peu avant la 3<sup>ème</sup>.
  - 15 Ceci nous a incité à approfondir ce genre d'expérience. Ayant placé un millier de diaspores mûres dans un bûcher de 1000 cc rempli d'eau, nous avons porté le tout au congélateur à - 15°, durant 4 mois. Semés en été sur la rocaille ensablée du jardin botanique, les caryopses de ce lot de lemnes n'ont donné qu'une germination de plantule (taux de germination 1/1000). La pousse adulte atteignait à peine la moitié de la taille des plants d'un autre lot témoin (non traité au froid).
  - 16 Nous avons aussi fait germer, en juin 1970, des diaspores d'un plant du district de Chiredzi (Rhodésie du Sud) mûres depuis à peine 3 mois. Nous avons d'ailleurs remarqué un comportement assez similaire chez les espèces *Ar. adscensionis* var. *festucoïdes*, *Ar. adscensionis* ssp. *gigantea* (= *Ar. adscensionis* ssp. *caeruleascens*), *Ar. mutabilis*, *Ar. meccana*, *Ar. congesta* subsp. *tunetana*, dont les caryopses peuvent entrer en germination aussitôt après leur maturation.
  - 17 Socle des micro-stations constitué de blocs calcaires à terre brune intersticielle, recouvert d'une couche de sable de Carnon (station 1), sable de Cavalaire (station 2), terre brune (station 3).

- 18 Comme nous l'avons déjà écrit, la modification tangible du génotype 'longueur des subules d'arête' d'*Aristida rhinobloa* est une nouvelle expression que le végétal portait en potentialité. En effet, la réduction de ces subules est liée ici au fait que les diaspores ont pris naissance sur des rameaux dont les zones méristématiques initiales n'avaient jamais été conçues par le végétal (axes 4 et 3) tandis que celles des axes 2 sont figurées à l'état de bourgeons latents sur toutes les pousses. Les méristèmes des axes 3 et 4 sont donc préfigurés virtuellement ou en potentialité dans les bourgeons des axes 2. Dans notre expérience, le fait fondamental est au cours de la descendance réalisé dans le transfert d'une structure lemmaire tributaire des épillets d'un axe paniculaire d'ordre 3 ou 4, aux épillets d'un axe inflorescentiel d'ordre 1.
- 19 Par contre, on observe diverses modifications intéressantes : adjonction d'un pilier sclérenchymateux entre l'épiderme adaxial et la gaine périvasculaire externe de la nervure médiane, amorce de variation du rapport du diamètre radial des cellules des gaines périvasculaires externe et interne.
- 20 Synonymies nouvelles : *Aristida adscensionis* subsp. *gigantea* L., Stat. nov. = *Aristida adscensionis* L. subsp. *caerulescens* (DEF.) BOURREIL & TROUIN (1970). — *Aristida gigantea* L. FIL. 1781 (25). — *Aristida caerulescens* DEF., Fl. Atl., 1 : 109 (1798). — *Aristida adscensionis* COSS. & DUR., Expl. Sc. Alg. : 83 (1867). — *Aristida adscensionis* var. *caerulescens* (DEF.) DUR. & SCHINZ., Consp. Fl. Afr., 5 : 799 (1895). — *Aristida vulgaris* var. *canariensis* (W.) et var. *caerulescens* (DEF.) TRIN. & RUPR., Gram. Stip. : 135 (1842). — *Aristida eliator* CAV., ICON. & DESCR. 6 : 65 (1799).
- 21 *Aristida congesta* subst. *congesta* a été subdivisé en deux variétés, l'une : var. *congesta*, — l'autre var. *tunetana* (COSS.) BOURREIL (BOURREIL 1970).
- 22 Travaux de Doctorat d'Etat en voie d'achèvement.
- 23 C'est fondamentalement la configuration du caryopse qui nous a fait pencher vers cette solution et non vers celle de la synonymie. Dans une étude ultérieure de sériation de sippes infrasécifiques, nous expliquerons qu'essentiellement — au vu de cette même configuration du caryopse — un regroupement récent de CLAYTON se justifie partiellement (*Aristida sieberiana* = *Ar. aristidis*, *Aristida aristidis* var. *chudeaei*, *Ar. leiocalycina*, *Ar. longiflora*, *Ar. pallida*). Par contre, nous ne sommes pas de l'avis de cet auteur quand il met en synonymie avec *Aristida sieberiana*, les sippes *Aristida stipiformis* var. *paoliana*, *Ar. paoliana*, *Ar. schebehlensis*. Dans une première révision des Aristides de l'Ancien-Monde, nous citerons les arguments en faveur de notre interprétation.
- 24 Ce travail statistique sera publié dans le cadre d'une technique rapide nouvelle d'étude des épidermes de limbes de graminées.
- 25 C'est le moment de dire qu'un échantillon probablement de Libye qui nous avait été adressé par H. SCHOLZ pour identification et qu'il pensait être *Aristida meccana* correspond exactement à ce taxon dont nous avons précisé la diagnose.
- 26 Ce problème a sans doute été syncrétiquement pressenti par DE WINTER qui, le premier, s'est efforcé de dénombrer le nombre des files siliceuses des bandes épidermiques des limbes des genres *Stipagrostis*. Pendant le manque de hiérarchisation des nervures en accord avec le phyllogramme plan-vasculaire (BOURREIL 1967a) ne lui a pas permis d'exploiter à fond ce genre d'étude. Il nous revient le mérite d'avoir dominé ce type de recherche (BOURREIL 1969) dont les fondements seront étayés dans un Mémoire d'une centaine de pages qui sera publié en 1972 au C. R. D. P. de Marseille.
- 27 Ce développement étant assez long, il fera l'objet d'un article séparé.

- 28 Voici d'après AHMED MOUSSA, qui a appliqué notre technique (BOURREIL 1968), le degré d'appétence de quelques animaux domestiques du Soudan pour *Aristida rhiniochloa* : mouton (sheep) ; 1—2 ; chèvre (goat), 0—1 ; boeuf (cow), 3—4 ; âne (donkey), 3 ; cheval (horse) ; 2—3 ; chameau (camel), 4.
- 29 La garniture chromosomique d'*Aristida adscensionis* est  $2n=22$  (BOURREIL & TROUIN 1970) ; celle d'*Aristida depressa* est  $2n=44$  (DARLINGTON & WYLIE 1955).
- 30 SCHWEICKERDT (1938) a mentionné qu'il existe une certaine affinité entre *Aristida hubbardiana* et l'espèce brésilienne *Aristida elliptica* (NEES) KUNTH. Si ces deux taxons ont structuralement des analogies frappantes, ce que nous vérifierons, leur disjonction est post-oligocène (en effet, l'oligocène est l'étage des toutes dernières communications entre l'Afrique et l'Amérique du sud (FURON 1941). Ceci n'infirmes pas notre hypothèse sur l'époque d'individualisation d'*Aristida rhiniochloa* qui aurait pu se différencier en Afrique australe à partir d'un tronc commun à ce groupement mais à écologie plus aride. En effet, *Aristida hubbardiana* est essentiellement inféodée aux dépressions calcaro-argileuses inondées durant la période des pluies (DE WINTER 1965).

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBRÉVILLE, A. Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde. Adansonia, sér. 2, 9 : 189—247 (1969).
- — A propos de l'introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique (Léon Croizat). Adansonia, sér. 2, 9 : 489—496 (1969a).
- ANDREWS The flowering plants of Sudan. Buncle & Co., LTD, Arbroath, Scotland, vol. 3: 393 (1956).
- BENTON, W. Encyclopedia Britannica. World Atlas average annual precipitation plate 25 (1968).
- BOURREIL, P. Etude anatomique du limbe des innovations des *Aristida* de l'Afrique du Nord et du Sahara. I.R.S. Alger, Mém. 6 : 71—172 (1962).
- — Sur l'écologie, la germination et la culture de quelques graminées du genre *Aristida* L. Ann. Fac. Sc. Marseille, 39 : 48—51, 78—83, 85—87 et tabl. 16 (1967).
- — Technique de recherche du plan de vascularisation des feuilles des Aristides. Elaboration d'un phyllogramme plan-vasculaire. Amplitude de variation du mode d'alternance des faisceaux. Bull. Soc. Bot. Fr. 114, n°78 : 303—318 (1967a).
- — Sur un indice d'appréciation de l'appétence des herbivores pour certaines plantes de la Province du Darfour (Soudan). J.A.T.B.A., XV, n°4—5—6 : 200—201 (1968).
- — Lois de la vascularisation des limbes des Aristides (graminées). Suites arithmétiques des faisceaux vasculaires d'un type donné. C. R. Ac. Sc. Paris 268 : 269—272 (1969).
- — Efficience d'une méthodologie nouvelle applicable à l'étude des épidermes de graminées. Application à la systématique des espèces. C. R. Ac. Sc. Paris 268 : 2248—2251, 1 tab. h. t. (1969a).
- — Le gradient de la vascularisation principale des feuilles caulinaires et de leurs homologues sur l'épillet, chez les graminées. C. R. Ac. Sc. Paris 269 : 1629—1631 (1969b).

- — Un nouvel *Aristide* de l'Angola de la Section *Streptachne*. *Adansonia*, Sér. 2, 9 : 421—427 (1969c).
- — Documents sur l'orthogénèse régressive du gynécée et de la palea des Aristideae *Adansonia*, sér. 2, 9 : 429—437 (1969d).
- — Morphologie et anatomie comparées des genres *Aristida* et *Stipagrostis*. Eco-phylétisme du genre *Stipagrostis*. Phylogénèse et chronologie des Sections d'Aristides. *Ann. Fac. Sc. Marseille* 42 : 359—366 (1969e).
- — Première révision du complexe *Aristida meccana*, *Aristida mutabilis* (graminaceae). *Taxon* 18 : 501—526 (1969f).
- — Réflexions suscitées par la culture de graminées africaines à proximité du littoral nord-ouest méditerranéen. *J.A.T.B.A.* XVI, n°11—12 : 529—533 (1969g).
- — Réflexions sur l'écologie, la morphogénèse et l'évolution fondées sur la culture d'*Aristida rhiniochloa*, graminée tropicale africaine. *Adansonia* sér. 2, 10 : 409—425 (1970).
- — Définition d'un coefficient nouveau de phytosociologie appliquée : le rapport de combativité d'une plante. *J.A.T.B.A.* (transmis en septembre 1970) (1970a).
- — & GESLOT, A. Contribution à l'étude caryologique de diverses graminées africaines des genres *Aristida* L. et *Stipagrostis* NESS. *Adansonia*, sér. 2, 11 : 125—134 (1971).
- — & GESLOT, A., GILLET, H. Contribution à l'étude caryologique d'*Aristida rhiniochloa* (graminée) d'après des spécimens d'Afrique boréale. *Adansonia* (transmis en Août 1970).
- — & GILLET, H. Sur la présence d'un *Aristida* d'Ethiopie et d'Afrique australe dans le massif de l'Ennedi (Nord Tchad). *J.A.T.B.A.* 7(1—2) : 108—113 (1965).
- — & GILLET, H. Caractères morpho-anatomiques d'*Aristida rhiniochloa* HOCHSTETTER d'après des spécimens du massif de l'Ennedi (Nord-Tchad). *J.A.T.B.A.* 16(1) : 22—47 (1969).
- — & REYRE, Y. Première étude de grains de pollens d'Aristides (graminées) au microscope électronique à balayage. *C. R. Ac. Sc. Paris* 267 : 398—401 (1968).
- — & TROUIN, M. Contribution à l'étude caryologique de quelques Aristides (graminées) d'Afrique boréale. Conséquences taxonomiques. *Naturalia monspeliensis*, 21 : 29—36 (1970).
- CLAYTON, W. D. *Studies in the Gramineae*. *Kew Bull.* 23 : 209—212 (1969).
- CROIZAT, L. Introduction raisonnée à la biogéographie de l'Afrique. *Soc. Broter. Mém.* 20 : 7—430 (1968).
- CUFODONTIS, G. *Enumeratio plantarum Aethiopiae (Monocot.)*. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 39 suppl. : 1295—1296 (1969).
- DARLINGTON, C. D., & WYLIE, A. P. *Chromosome atlas of flowering plants*: 434 to 435 (1955).
- DEBENHAM, F. *Grand atlas mondial, Sélection du Reader's Digest* : 130—131 (1963).
- DE WINTER, B. *The South African Stipeae and Aristideae (An anatomical, cytological, taxonomic Study)*. *Bothalia* : 248—250 et carte fig. 20 (1965).
- DUBIEF, J. *Le climat du Sahara*. *I.R.S. Alger* (1959).
- — *Le climat du Sahara*. *I.R.S. Alger* 2 : 143—146, 149—150, 193—199 (1963).

- EMBERGER, GAUSSEN, KASSAS, DE PHILIPPIS Carte bioclimatique de la région méditerranéenne. au 1/5000.000ème.
- FAVARGER, Cl. Géographie botanique et linguistique géographique. Neuchatel : 5—27 (1966).
- FURON, R. La paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans. Paris : pl. 11 à 16 (1941).
- GILLET, H. Le peuplement végétal du massif de l'Ennedi (Tchad). Thèse, Impr. Nat. : 8—50, 88, 100, 117, 141 (1968).
- GOODALL, G., & DARBY, H. C. The University Atlas, London: the London Geographical Institute: 8—12, 68—69 (1940).
- HENRARD A critical revision of the genus *Aristida*. Meded. Rijks Herb. Leiden, n°54B, vol. 3: 510—511, 556, 691—692 (1928).
- — A monograph of the genus *Aristida*. Meded. Rijks Herb. 2: 201, 242—243 (1929).
- KEAY, R. W. H. Collaborateurs — Vegetation map of Africa (Notes explicatives traduites par A. AUBREVILLE). Oxford Univ. Press.: 12—19 (1959).
- MONOD, Th. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique, Londres : 120—126 et croquis des divisions phytochorologiques de l'Afrique (1957).
- NEGRE, R. Les Thérophytes. Soc. Bot. Fr. Mém. : 92—108 (1966).
- OZENDA, P. Biogéographie Végétale. : 181, 320, 323, 326 (1964).
- PEYRE DE FABREGUES, B. Etude des pâturages naturels sahéliens de la région de N. GOURE (République du Niger). Min. Econ. Rur. Serv. Elev. & Ind. an : 54—64, 91—97 (1965).
- — & LEBRUN, J. P. *Adansonia*, sér. 2, 7 : 391—398 (1967).
- QUEZEL, P. Mission botanique au Tibesti. I. R. S. Alger, Mém. 4 : 308—357 (1967).
- — La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie. *Geobotanica selecta*. Stuttgart : 187—190, 297—300 (1965).
- — Flore et végétation des plateaux du Darfour Nord-occidental et du Djebel Gourgeil. Dossier 5 de la R. C. P. 45, C. N. R. S. : 8—14, 26—27, 34—38, 40—44, 47—52, 56—58, 82—88, tabl. 2, 3, 4, 5, 13, 14 (1969).
- RATTRAY, J. H. Tapis graminéen d'Afrique. *Etudes agricoles de la F. A. O.* 49 : 1—170 (1960).
- SCHWEICKERDT, H. G. *Notizbl. Bot. Gart. Berlin* 14: 196—197 (1938).
- SHANTZ, H. L., & TURNER, B. L. Photographic documentation of vegetational changes in Africa over a third of a century. *Coll. of Agron., Univ. Arizona Rep.* 169: 35, 68, 71 (1958).
- TERMIER, H. *Histoire géologique de la biosphère*, 273—347 (1952).
- WHITE, F. The savanna woodlands of the zambesian and sudanian domains. An ecological and phytogeographical comparison. *Webbia* 19: 652—81 et fig. 1 (1965).